

Tardigrades abyssaux nouveaux de la sous-famille des Euclavarctinae n. subfam. (Arthrotardigrada, Halechiniscidae)

par Jeanne RENAUD-MORNANT

Résumé. — Une sous-famille Euclavarctinae n. subfam. est créée parmi les Halechiniscidae. Elle comprend cinq taxa de mer profonde : *Proclavarctus fragilis* n. g., n. sp., *Euclavarctus thieli* Renaud-Mornant, 1975, *E. convergens* n. sp., *Clavarctus falculus* n. g., n. sp. de l'océan Indien, et *Exoclavarctus dineti* n. g., n. sp. de l'Atlantique Nord. Une évolution, comparable en certains points à celle qui a été observée chez les Stygarctidae, est discutée.

Abstract. — A new subfamily Euclavarctinae n. subfam. is erected within the Halechiniscidae. Five deep-sea taxa : *Proclavarctus fragilis* n. g., n. sp., *Euclavarctus thieli* Renaud-Mornant, 1975, *E. convergens* n. sp., *Clavarctus falculus* n. g., n. sp. from Indian Ocean and *Exoclavarctus dineti* n. g., n. sp. from Northern Atlantic are included in this new subfamily. Evolutionary lines, similar to some extent to those found in Stygarctidae are discussed.

J. RENAUD-MORNANT, *Muséum national d'Histoire naturelle, Laboratoire des Vers, associé au CNRS, 61, rue Buffon, 75231 Paris cedex 05.*

Des campagnes océanographiques récentes entreprises sous l'égide du CNEXO ont permis la récolte de nouvelles formes de Tardigrades de mer profonde. Il s'agit surtout d'exemplaires d'Halechiniscidae Thulin, 1928, se rapprochant plus ou moins du genre abyssal *Euclavarctus* Renaud-Mornant, 1975. Celui-ci, décrit de l'océan Indien, a été récemment signalé au large du Pérou (RENAUD-MORNANT, 1981). Les spécimens étudiés ici proviennent soit des campagnes Biogas, N/O « Jean Charcot », Atlantique Nord, golfe de Gascogne, récolteur A. DINET, soit de la campagne Benthedi, N/O « Suroît », océan Indien, canal de Mozambique, récolteur B. THOMASSIN, tri CENTOB ; ils constituent un ensemble de formes à caractères très originaux. Ils peuvent être groupés dans une série de niveau générique, incluant le genre *Euclavarctus* qu'il est nécessaire d'isoler des Halechiniscinae dans une nouvelle sous-famille. Ceci illustre la diversité morphologique des Tardigrades marins qui ne cesse de s'accroître à mesure que les récoltes s'intensifient dans le benthos marin, ainsi que le montrait déjà la mise au point de RENAUD-MORNANT (1982a).

HALECHINISCIDAE Thulin, 1928

DIAGNOSE : Arthrotardigrades sans plaques ; appendices céphaliques complets, adultes avec pattes terminées par quatre doigts, chacun portant une griffe.

GENRE ET ESPÈCE TYPES : *Halechiniscus gutteli* Richters, 1908.

Cette famille, très hétérogène, qui groupait les genres de Tardigrades marins porteurs de doigts à griffes, a été divisée récemment en sous-familles Tanarctinae Renaud-Mornant, 1980, et Florarctinae Renaud-Mornant, 1982b, pour inclure respectivement les genres *Tanarctus* Renaud-Debyser, 1959, et *Actinarctus* Schulz, 1935, d'une part, et *Florarctus* Delamare Deboutteville et Renaud-Mornant, 1965, et *Ligiartus* Renaud-Mornant, 1982b d'autre part. Les taxa restant dans la sous-famille des Halechiniscinae à la suite de ces créations sont les suivants : *Halechiniscus*, *Euclavarctus* et *Pleocola* Cantacuzène, 1954, porteurs de griffes simples, *Bathychiniscus* Steiner, 1926, *Tetrakentron* Cuénot, 1892, *Styraconyx* Thulin, 1942, *Angursa* Pollock, 1979, et *Raiarctus* Renaud-Mornant, 1981, porteurs de griffes composées à épérons supplémentaires. Le genre *Echinursellus* Iharos, 1968, est non digité et doit être révisé en vue d'un nouveau classement.

Chez les taxa nouveaux groupés autour du genre *Euclavarctus* on trouve une grande homogénéité dans la morphologie du corps et des griffes ainsi qu'un schéma général de disposition des appendices céphaliques très stable. Les différences, jugées d'ordre générique, portent sur le dimorphisme de taille et de structure de ces appendices céphaliques ainsi que sur une modification dérivée et très originale des griffes.

La nouvelle sous-famille dont *Euclavarctus* est le genre-type se définit comme suit :

EUCLAVARCTINAE n. subfam.

DIAGNOSE : Halechiniscidae à corps nu sans expansions, tête conique. Deux paires de clavas de forme très différente. Cirres A et clavas insérés séparément. Tarse peu individualisé, griffes simples ou avec épine accessoire sur griffe médiane.

GENRE-TYPE : *Euclavarctus* Renaud-Mornant, 1975.

Ce genre demeuré monospécifique a été récemment réexaminé (RENAUD-MORNANT, 1981). La description d'une espèce nouvelle et une émendation de la diagnose générique seront données ici, ainsi que la description de genres et espèces nouveaux qui en sont phylogénétiquement voisins et sont inclus dans la nouvelle sous-famille.

Genre PROCLAVARCTUS n. gen.

DIAGNOSE : Clavarctinae avec cirres céphaliques composés d'un cirrophore formant une gaine étroite, un scapus allongé, annelé à sa base, un flagellum en baïonnette ; cirre médian et cirre A plus grands que les cirres médians internes et externes. Clavas postérieures érigées, clavas antérieures sphériques, peu individualisées. Griffes simples.

ESPÈCE-TYPE : *Proclavarctus fragilis* n. sp. ; diagnose confondue avec celle du genre.

Proclavarctus fragilis n. sp.

(Fig. 1, A-C ; fig. 2)

HOLOTYPE : Une femelle adulte déposée au MNHN, Paris, sous le n° AR 330. Coll. B. THOMASSIN, tri CENTOB, campagne Benthedi, 1977.

PARATYPE : Une femelle adulte, déposée au MNHN sous le n° AR 329.

LOCALITÉ : St. CH 90 : 11°44' S — 47°30' E, 3 700 m de profondeur.

AUTRE SPÉCIMEN : Une femelle adulte, enregistrée au MNHN sous le n° AF 03. Coll. A. DINET, campagne Polygas.

LOCALITÉ : St. KR 03 : 47°34'6 N — 09°02' W, 3 039 m de profondeur.

DESCRIPTION DE L'HOLOTYPE

Corps ovoïde de 190 μm de long et de 75 μm de large entre les insertions P_2 et P_3 . Cuticule légèrement ponctuée dorsalement et ventralement. Légers replis dorsaux immédiatement postérieurs aux cirres A et entre chaque paire de pattes. La tête, étroite, nettement conique, prolonge le corps sans séparation et sans expansion latérale à la hauteur des cirres A ; cône buccal à repli, nettement apical. Répartition des cirres et appendices céphaliques différant légèrement de celle du genre-type de la sous-famille : cirre médian inséré très en arrière, cirres médians dorsaux externes, par rapport aux cirres médians ventraux ; clavas postérieures et cirres A, séparés par une distance de 9 μm et leurs innervations respectives distantes de 8 μm . Cirres céphaliques composés d'un cirrophore formé d'une simple gaine, d'un scapus comprenant 5 ou 6 anneaux proximaux, puis lisse et fuselé, d'un flagellum court, en baïonnette rétrécie par une encoche proximale. Cirre médian impair (18 μm : cirrophore = 3, scapus = 11, flagellum = 4) et cirres A (19 μm : 4, 11 et 4) recourbés vers l'arrière. Cirres médians dorsaux externes (13 μm : 3, 7, et 3) et cirres médians ventraux internes (11 μm : 3, 5 et 3) droits, dirigés vers l'avant. Clavas postérieures implantées sur organite réfringent à 9 μm en avant des cirres A, érigées, oblongues (12 μm) à base ponctiforme et cuticule mince. Clavas antérieures insérées entre les cirres médians internes et externes, subsphériques (diam 4 à 5 μm), à base légèrement aplatie, recouvertes d'une lame cuticulaire. Latéralement entre clava postérieure et cirre médian dorsal, présence d'une fossette cuticulaire (3 à 4 μm). Tube buccal et stylets longs et minces (55 μm) ; bulbe sphérique, étroit (10 μm), à trois placoïdes effilés. Pattes télescopiques, tibia long et mince, tarse à peine marqué de type « *Halechiniscus* » ; coxa large, porteuse de soie de 10-12 μm , à base annelée sur P_1 , P_2 et P_3 . Doigts tors dans leur partie proximale (5 ou 6 plis) ; doigts médians plus longs (17 μm) que les externes (13 μm). Griffes semi-circulaires, rétractables dans des gaines dont elles peuvent s'extraire complètement. Un faible ligament s'étendant du milieu de la griffe vers le doigt (fig. 1, B et C). Papille coxale P_4 , allongée ($\leq 3 \mu\text{m}$), mince, insérée sur organite sphérique, réfringent. Dorsalement, au-dessus de la coxa P_4 , large insertion du cirre E (75-80 μm) ; lui-même, épais dans sa partie proximale, est considérablement effilé dans le tiers distal. Épaississement caudal absent entre l'insertion dorsale des P_4 .

Anatomie interne : Cerveau en arc de cercle, innervation des appendices céphaliques selon la figure 2. Glandes salivaires coniques, de grande taille et dorsales. Estomac allongé, sans diverticules apparents. Anus en fente à multiples replis. Ovaire dorsal, gonopore ventral localisé très postérieurement, à 10 μm au-dessus de l'anus. L'ouverture génitale en rosette à six plaques est flanquée de deux pores latéraux reliés à de fins conduits formant une longue boucle latérale s'ouvrant dans une vésicule élargie et coudée où s'observent des éléments flagellés vraisemblablement spermiques.

Mâle inconnu.

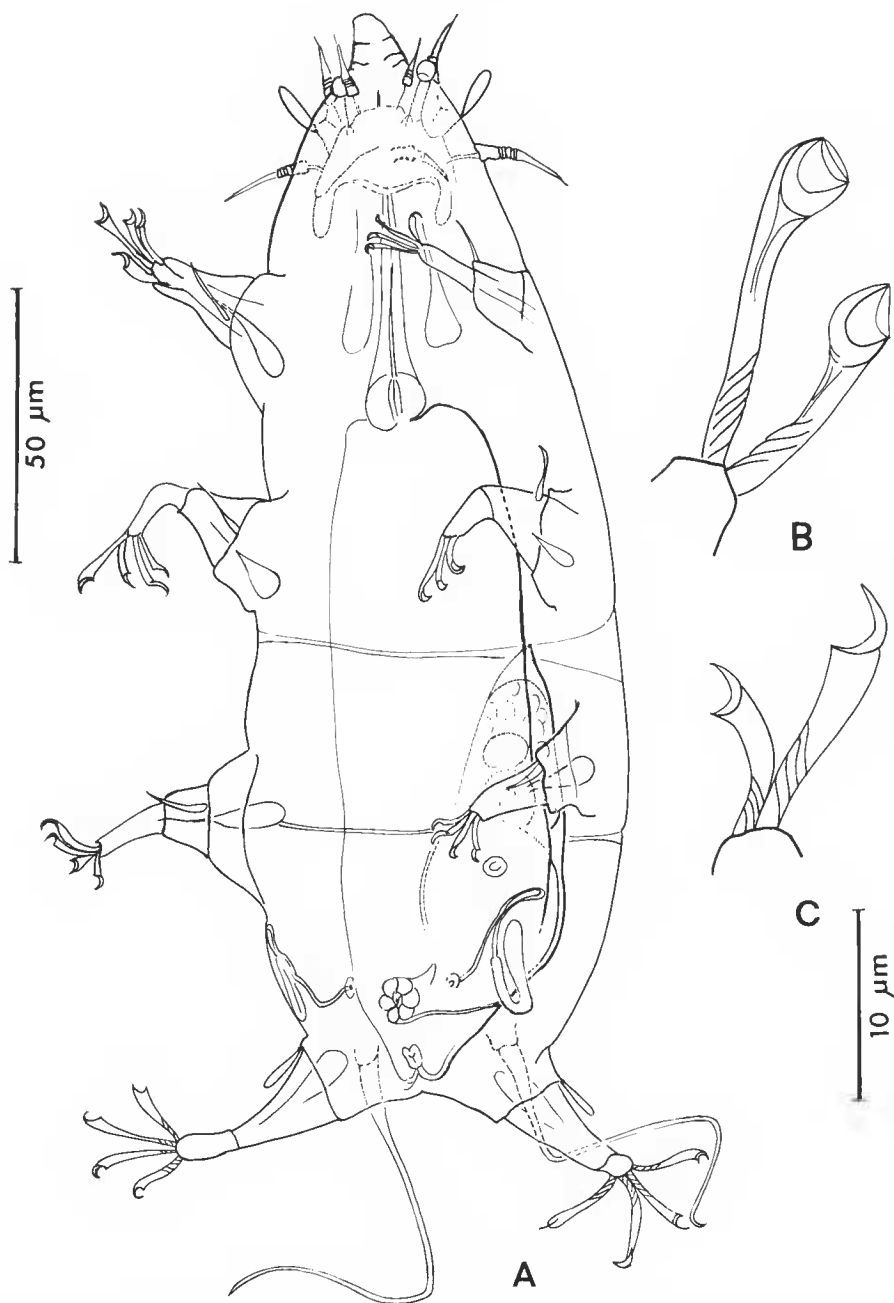


FIG. 1. — *Proclavartus fragilis* n. g., n. sp. A, vue ventrale de l'holotype ; B, doigt médian et doigt externe de P_4 avec griffes rétractées ; C, doigt médian et doigt externe de P_2 , griffes sorties des gaines.

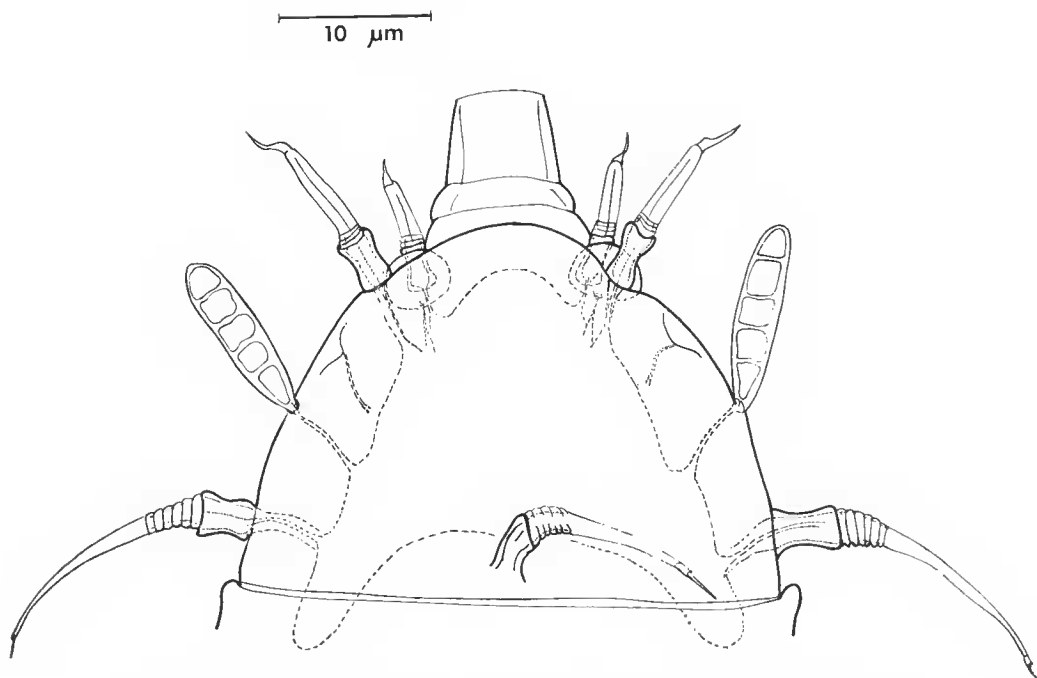


FIG. 2. — Disposition des appendices céphaliques chez *Proclavarctus fragilis*.

DISCUSSION

L'allure générale du corps avec une tête fuselée est tout à fait semblable à celle d'*Euclavarctus*. Cependant, la disposition des clavas et leurs structures sont très différentes. Les cirres sont constitués par des éléments très dissemblables : cirrophore droit et rectiligne, scapus long et annelé, qui ne peuvent être assimilés à ceux qui sont présents chez le genre-type. Le cirre médian et les cirres A sont nettement plus longs que les cirres pairs.

L'implantation de la clava postérieure est différente de celle d'*Euclavarctus* : son innervation est complètement indépendante de celle du cirre A, alors que chez le genre décrit précédemment les nerfs respectifs sont issus d'un point commun du cerveau (RENAUD-MORNANT, 1981b). L'allure générale de la clava elle-même l'éloigne de celle d'*Euclavarctus* qui est massive à sa base et plaquée sur la tête, alors que celle de *Proclavarctus* est mince et érigée, comme chez beaucoup d'*Halechiniscinae*.

Tous les éléments céphaliques présents chez *Euclavarctus* le sont chez *Proclavarctus*, mais ils présentent des traits moins poussés chez le second que chez le premier. Il est alors permis de penser que *Proclavarctus* pourrait constituer un stade évolutif précédant l'élaboration des caractères plus accentués du genre-type, d'où le nom qui lui a été donné.

Genre **EUCLAVARCTUS** Renaud-Mornant, 1975

DIAGNOSE (emend.) : Euclavartinae avec cirres céphaliques de taille semblable. Clavas postérieures rabattues vers l'avant, plaquées sur la tête. Clavas antérieures sphériques. Griffes simples.

ESPÈCE-TYPE : *Euclavartus thieli* Renaud-Mornant, 1975.

Euclavartus fut décrit de l'océan Indien ; depuis, une forme en provenance de l'océan Pacifique et répondant aux mêmes critères a été étudiée (RENAUD-MORNANT, 1981). D'autres spécimens de l'océan Atlantique doivent également lui être rattachés.

Ainsi, une meilleure connaissance de l'espèce-type et de sa variabilité, et la découverte d'une espèce nouvelle dans le canal de Mozambique, qui sera décrite ci-dessous, justifient une émendation de la diagnose de l'espèce *E. thieli*.

Euclavartus thieli Renaud-Mornant, 1975

(Fig. 3)

DIAGNOSE (emend.) : *Euclavartus* avec cirrophore en entonnoir et formant anneau ; seapus court, dissymétrique. Clavas postérieures à base élargie, beaucoup plus grandes que le cirre A.

L'espèce-type provient de l'océan Indien occidental dans la plaine abyssale au large de la côte des Somalies, à 2 000-2 600 m de profondeur.

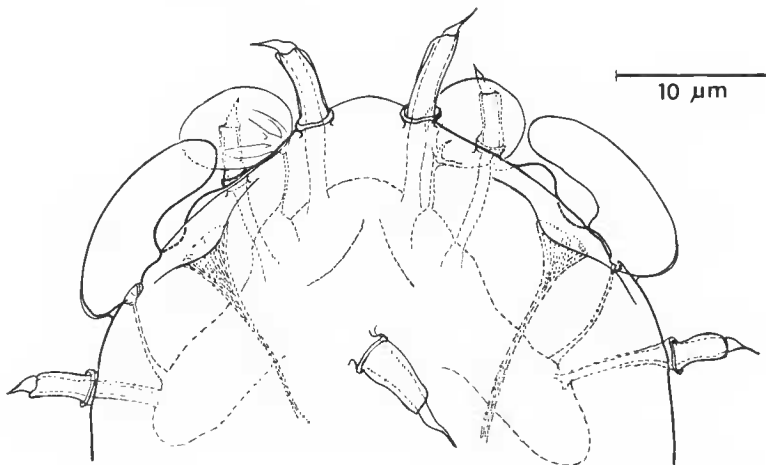


FIG. 3. — Disposition et innervation des appendices céphaliques chez *Euclavartus thieli*. Forme de l'Atlantique.

Une vingtaine de spécimens en provenance du domaine abyssal au large du Pérou (3 200 m de profondeur) possèdent des scapus en forme d'entonnoir, mieux individualisés que ceux de l'océan Indien : forme qui est commune à tous les cirres céphaliques (RENAUD-MORNANT, 1981). Ces caractères se retrouvent chez les spécimens suivants de l'Atlantique Nord-Orientale :

MATÉRIEL EXAMINÉ : Une femelle déposée au MNHN, Paris, sous le n° AF 1, st. KR 11 : 47°31' 2 N — 09°04' 2 W, 2 726 m de profondeur ; un exemplaire de sexe indéterminé MNHN n° AF 4, st. KR 03 : 47°34' 6 N — 09°02' W, 3 039 m de profondeur ; deux exemplaires : un mâle MNHN n° AP 344 et une femelle MNHN AP 343, st. KR 37 : 47°33' 8 N — 08°38' 6 W, 2 205 m de profondeur, golfe de Gascogne. Coll. A. DINET, M. H. VIVIER, Campagnes Biogas II et IV.

La taille du corps, la structure des appendices céphaliques et leur disposition, ainsi que les proportions entre la taille des cirres et celle des clavas, sont en tous points semblables aux spécimens récemment décrits de l'océan Pacifique.

L'homogénéité de ces caractères permet de différencier les spécimens suivants comme faisant partie d'une espèce nouvelle.

***Euclavarctus convergens* n. sp.**

(Fig. 4, A-F ; fig. 5)

DIAGNOSE : *Euclavarctus* avec cirrophore arrondi, scapus long ; clavas postérieures approximativement de même taille que le cirre A.

HOLOTYPE : Une femelle adulte déposée au MNHN, Paris, sous le n° AR 328. Coll. B. THOMASSIN, tri CENTOB, campagne Benthedi, 1977.

PARATYPE : Une femelle adulte déposée au MNHN, sous le n° AR 327.

LOCALITÉ : St. CH 90 : 11°44' S — 47°30' E, 3 700 m de profondeur.

AUTRE SPÉCIMEN : Un mâle adulte, enregistré au MNHN sous le n° AR 320. Coll. B. THOMASSIN, tri CENTOB, campagne Benthedi.

LOCALITÉ : St. DS 62 : 12°46' 5 S — 44°57' 6 E, 530 m de profondeur, sable vaseux.

DESCRIPTION DE L'HOLOTYPE

Corps oblong, lisse, de 172 μ m de long et de 60 μ m de large entre l'insertion P₂ et P₃. Des plis cuticulaires dorsaux entre la base de la tête et P₁, et entre chaque paire de pattes, ceux-ci formant des ébauches de plaques dorsales notamment au-dessus des P₄. Cuticule finement ponctuée, dorsalement et ventralement. Rétrécissement du corps au-dessus des P₁ formant un épaulement à la base de la tête. Celle-ci étroite (32 μ m), de forme pentagonale, avec cône buccal distal.

Appendices céphaliques distribués comme chez l'espèce-type, mais cirres composés d'un cirrophore arrondi sphérique, auquel fait suite un scapus à bord irrégulièrement contourné et assez long, et un flagellum très court (fig. 4, C, D et E, fig. 5).

Les mesures sont les suivantes : cirre A : 11 μ m, cirre médian : 8 μ m, cirres médians internes dorsaux : 9 μ m, et cirres médians externes ventraux : 8 μ m. Ces cirres paraissent

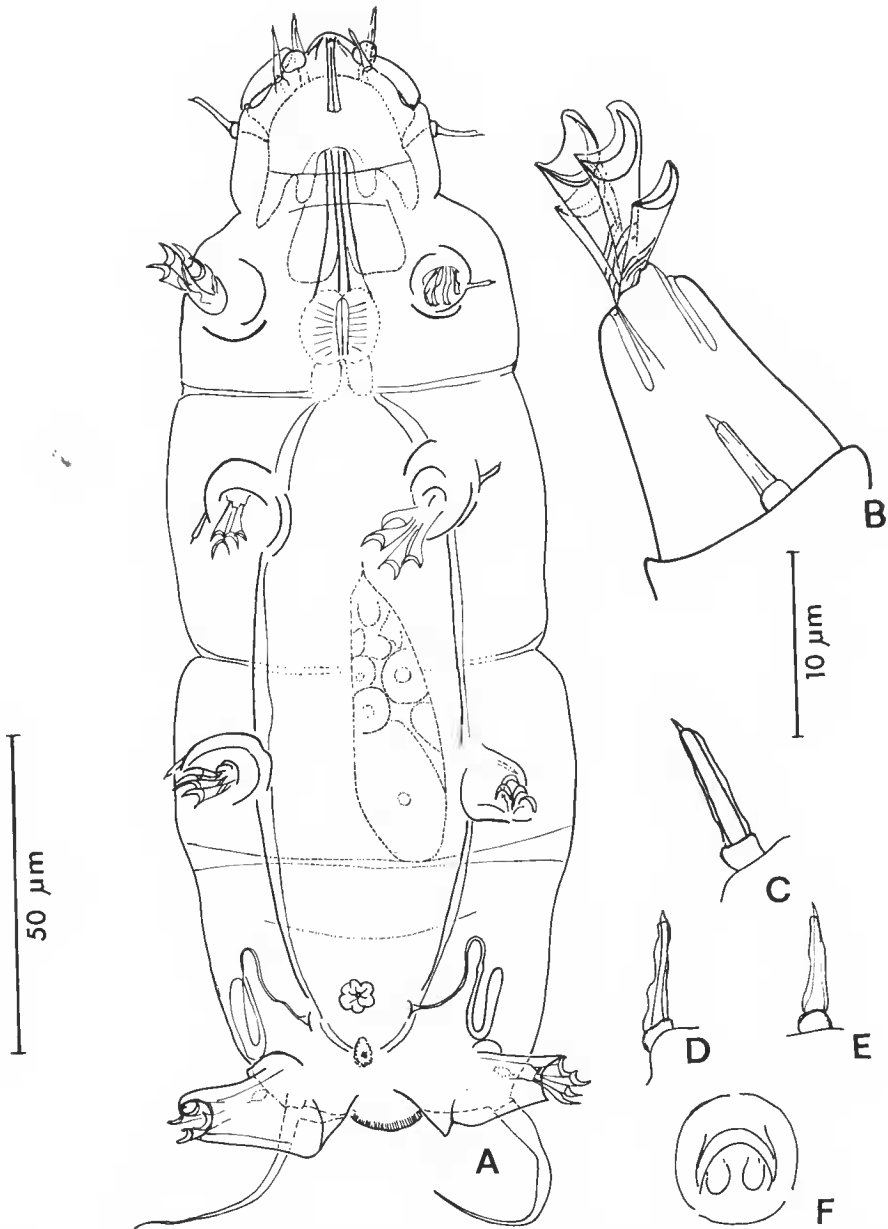


FIG. 4. — *Euclavartus convergens* n. sp. A, vue ventrale de l'holotype ; B, P_1 avec soie coxale et griffes rétractées dans des gaines larges ; C, cirre A ; D, cirre céphalique médian ventral ; E, cirre céphalique médian dorsal ; F, gonopore mâle.

assez rigides et sont tous dirigés vers l'avant. Les clavas postérieures sont implantées à $4\text{ }\mu\text{m}$ en avant des cirres A, elles mesurent $10\text{ }\mu\text{m}$ de long, et sont régulièrement oblongues, et rabattues vers l'avant, leur partie distale légèrement au-dessus du bord céphalique. Les clavas antérieures sphériques, de $4\text{ }\mu\text{m}$ de diamètre, se situent entre l'insertion des cirres médians dorsaux et ventraux. Légère fossette cuticulaire dorsale entre cirres médians internes et cirres A. Cône buccal en position apicale et à extrémité dentelée. Stylets et tube buccaux de $38\text{ }\mu\text{m}$ de long ; bulbe massif (dm $13\text{ }\mu\text{m}$), avec trois placoides. Pattes télescopiques (fig. 4, B), tibia rectiligne, tarse à peine évasé, doigts tors à leur base, porteurs de griffes simples à gaine large ; ligament visible dans le doigt à la base des griffes. Coxas porteuses de soies constituées d'un cirrophore, scapus et flagellum de structure identique à celle des cirres céphaliques. Soie plus grande ($8\text{ }\mu\text{m}$) sur P_1 que sur P_2 et P_3 (4 et $3\text{ }\mu\text{m}$). Très petite papille ovoïde ($\geq 4\text{ }\mu\text{m}$) à pointe distale, sur coxa des P_4 . Cirre E inséré sur cirrophore très postérieurement, juste au-dessus des coxa P_4 ; d'une longueur de $38\text{ }\mu\text{m}$, et assez épais dans le tiers proximal, il s'effile distalement. Épaississement caudal cuticulaire en lunule, présent dorsalement entre l'insertion des P_4 , au-dessus de l'anus.

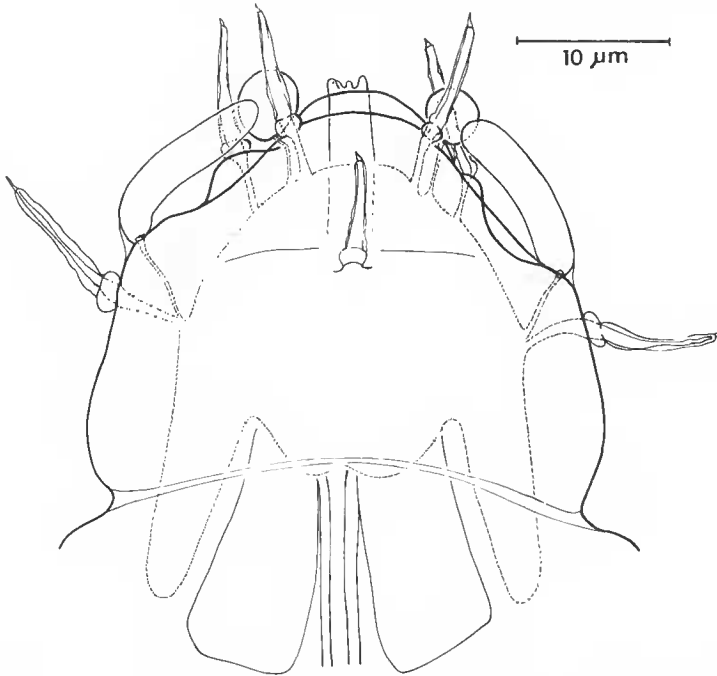


FIG. 5. — Disposition et innervation des appendices céphaliques chez *Euclavartus convergens* n. sp.

Anatomie interne : Massc cervicale formant deux lobes médians et dorsaux et deux lobes latéraux ($11\text{ }\mu\text{m}$) s'étendant postérieurement à l'insertion des cirres A. Paires de glandes salivaires massives, dorsales et antérieures au bulbe buccal. Estomac rectiligne sans diverticules. Anus à plusieurs replis, souligné d'une aire cuticulaire ovoïde, plissée. Ovaire dorsal à ovocytes peu nombreux, gonopore en rosette à six plaques, situé à moins

de 10 μm au-dessus de l'anus. Deux pores s'ouvrent de chaque côté sur un petit mamelon ; ils sont reliés à des conduits ascendants formant une boucle dirigée postérieurement vers le tube élargi constituant une vésicule allongée.

DESCRIPTION DU MÂLE

Allure semblable à celle de la femelle, mais corps plus petit (L : 142 μm , l : 60 μm). Tête de forme identique à celle de l'holotype, de 30 μm de largeur à sa base. Structure et taille des appendices céphaliques très proches de celles de l'holotype ; seule différence, les clavas postérieures sont de taille supérieure à celle des cirres A : cirre A : 9 μm (clavas post. : 11 μm), cirre médian : 8 μm , cirres médians internes dorsaux $\geq$ 8 μm , cirres médians externes ventraux : 8 μm . Clavas antérieures : 4 μm . Soies coxales plus longues sur P₁ (8 μm) que sur P₂ et P₃ (4 μm). Papille P₄ oblongue, à pointe distale, longueur totale : 4 μm . Cirre E semblable à celui de la femelle (40 μm). Épaississement caudal présent.

Stylets et tube buccaux fins, de 38 μm de long. Bulbe sphérique de 11 μm de diamètre. Estomac sans diverticules ; masse génitale dorsale s'étendant de part et d'autre de l'insertion des P₃. Pore génital ventral à quelques microns au-dessus de l'anus ; ouverture génitale contenant deux petits globules, et faisant saillie autour d'un repli cuticulaire (fig. 4, F).

DISCUSSION

Cette espèce est classée dans le genre *Euclavartus* en raison de la disposition et de la structure de ses appendices céphaliques. L'allongement des cirres par rapport à ceux d'*E. thieli* est homogène pour tous les cirres céphaliques et ne présente pas le dimorphisme constaté chez *Pro-* ou *Exoclavartus* n. g.

Chez ces derniers genres, en effet, les cirres céphaliques postérieurs (cirre A et cirre médian) sont deux fois plus longs que les cirres céphaliques antérieurs (cirres médians dorsaux ou ventraux). Ici, malgré l'allongement du scapus, ce dimorphisme n'existe pas et la structure des cirres suit le modèle de ceux qui ont été définis pour *Euclavartus* : cirrophore arrondi bien marqué, et flagellum court.

Comme pour beaucoup d'Arthrotardigrades, ce sont des caractères de taille et de proportion entre les cirres A et les clavas qui constituent les meilleurs critères spécifiques ; ainsi que l'ont montré les travaux de McKIRDY (1975) pour *Batillipes* Richters, 1908, de SCHULZ (1955) pour *Halechiniscus*, de THULIN (1942) et de RENAUD-MORNANT (1981) pour *Styraconyx*. Ici les clavas ressemblent beaucoup par leur disposition à celles d'*E. thieli* mais la proportion entre la taille des cirres A et celle des clavas postérieures permet la séparation entre les deux espèces. Il est curieux de constater que chez le mâle d'*E. convergens*, comme chez certains *Halechiniscus*, notamment les *Halechiniscus*, la clava postérieure mâle est de taille supérieure à celle de la femelle. La longueur des cirres céphaliques et leur allure nettement simplifiée par rapport à ceux d'*E. thieli* ne sont pas sans rappeler la morphologie des cirres médians pairs de *P. fragilis*. L'espèce *E. convergens* pourrait alors représenter une étape intermédiaire entre *Proclavartus* et *Euclavartus thieli*. Elle posséderait des cirres allongés et d'allure symétrique semblables à une partie des cirres de *P. fragilis*, et des clavas nettement formées comme celles d'*Euclavartus*. Le nom d'espèce rappelle

la convergence d'une partie des caractères des deux autres espèces, présente dans ce taxon nouveau. L'étape suivante aboutirait aux cirres plus élaborés et courts d'*E. thieli*.

Genre **CLAVARCTUS** n. gen.

DIAGNOSE : Clavarctinae avec cirres céphaliques de taille réduite, composés d'un scapus court et renflé, et d'un flagellum court, en biseau. Cirrophore absent. Griffes médianes porteuses d'une épine accessoire de grande taille se refermant en pince.

ESPÈCE-TYPE : *Clavartus falculus* n. sp. ; diagnose confondue avec celle du genre.

La réduction des cirres et la structure des griffes médianes, dont la forte épine externe peut se replier totalement sur l'article principal, ou s'en écarter pour former un bec, justifient par leur originalité la création d'un nouveau genre.

Clavartus falculus n. sp.

(Fig. 6, A-F ; fig. 7)

HOLOTYPE : Une femelle adulte déposée au MNHN, Paris, sous le n° AR 296. Coll. B. THOMASSIN, tri CENTOB, campagne Benthedi 1977.

PARATYPES : Trois mâles adultes déposés au MNHN sous les n°s AR 297 — AR 299 — AR 303. Quatre femelles adultes déposées au MNHN sous les n°s AR 298 — AR 301 — AR 304 — AR 305.

LOCALITÉ : St. DR 33 : 12°53'5 S — 45°16'3 E, 275 à 400 m de profondeur, sable vaseux.

AUTRES SPÉCIMENS : Une femelle adulte enregistrée au MNHN sous le n° AR 306. Coll. B. THOMASSIN, tri CENTOB, Campagne Benthedi 1977.

LOCALITÉ : St. DR 34 : 12°53'7 S — 45°16'1 E, 500 m de profondeur, sable vaseux.

DESCRIPTION DE L'HOLOTYPE

Corps oblong, lisse, de 220 μm de long et de 60 μm de large entre l'insertion de P_2 et P_3 . Plis cuticulaires dorsaux faiblement marqués entre P_1 et P_2 et entre P_2 et P_3 . Cuticule finement ponctuée sur faces dorsale et ventrale. Tête conique peu distincte du corps, de 35 μm de large en dessous des cirres A.

Appendices céphaliques complets distribués comme dans le genre *Euclavartus*. Cirre médian nettement plus antérieur que cirre A et clavas postérieures. Cirres céphaliques courts, sans cirrophore, scapus large, arrondi, d'apparence flasque, auquel fait suite un flagellum très court à pointe biseautée. Dimensions : cirres A : 8 μm (5 et 3), cirre médian : 6 μm (4 et 2), cirres médians internes dorsaux et cirres médians externes ventraux $\geq 6 \mu\text{m}$ (4 et 2). Clavas postérieures en forme de banane, 10-11 μm , recouvertes d'une lame cuticulaire, à base élargie et insérée sur organite réfringent à 3 μm en avant du cirre A. Innervation respective des clavas et cirres A issue d'un point commun du cerveau. Clavas anté-

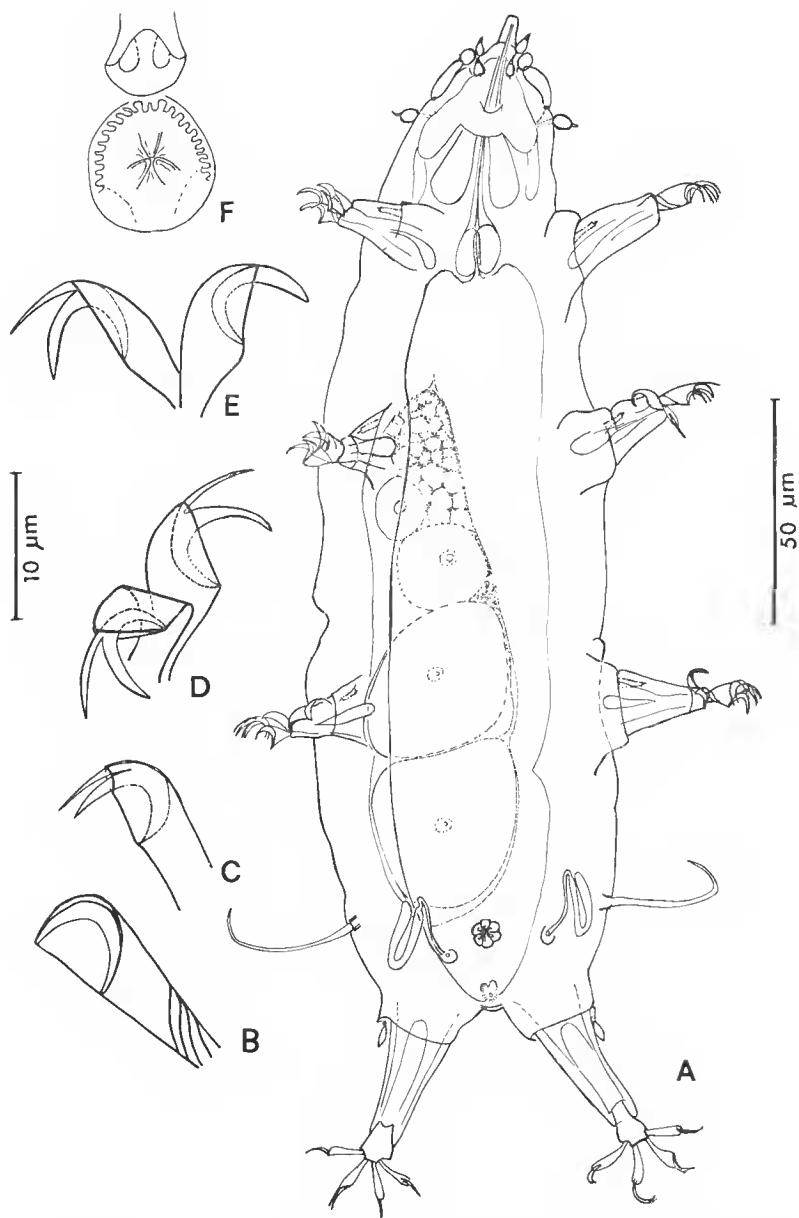


FIG. 6. — *Clavartus falculus* n. g., n. sp. A, vue ventrale de l'holotype ; B, griffe des doigts médians, rétractée dans sa gaine ; C, griffe précédente sortant de sa gaine ; D, doigts médians avec griffes hors de leurs gaines, épine accessoire libre ; E, doigt médian et doigt externe ; F, pore génital et anus ♂.

rieures sphériques (dm : $4\text{ }\mu\text{m}$) insérées entre cirres médians dorsaux et ventraux. Fossette dorsale cuticulaire entre elavas postérieures et cirres médians dorsaux. Cône buccal nettement apical entouré de bourrelets latéraux. Tube buccal et stylets fins, légèrement courbes (40 et $39\text{ }\mu\text{m}$), bulbe sphérique ($11\text{ }\mu\text{m}$) avec trois placodes.

Pattes courtes et larges, télescopiques, à coxa munie d'une soie dorsale ($6\text{ }\mu\text{m}$) à pointe fine sur P_1 , P_2 , P_3 . Papille fuselée ($6\text{ }\mu\text{m}$) insérée sur organite réfringent, sur P_4 . Tibia court terminé par tarse peu marqué, insertion des doigts semblable à celle des autres *Clavaretinae* (fig. 1, B). Doigts courts et larges, tors à leur base (4 à 5 plis), munis de griffes de grande taille (fig. 6, B, C, D, E), de forme semi-circulaire. Celles-ci, simples sur les doigts externes, sont munies d'une forte épine accessoire égale à la moitié de la taille de la griffe, sur les doigts médians. Épine accessoire plaquée le long de la griffe lors de la rétractation dans les gaines digitales, donnant l'impression de griffe simple ; elle s'ouvre progressivement et largement au cours de la sortie de la gaine (fig. 6, B, C, D), formant un bec courbe. Griffes de taille semblable sur toutes les pattes.

Dorsalement et antérieurement à la coxa P_4 , insertion sur cirrophore des cirres E ($40\text{ }\mu\text{m}$) régulièrement effilés. Épaississement cuticulaire caudal en lunule entre l'insertion des P_4 .

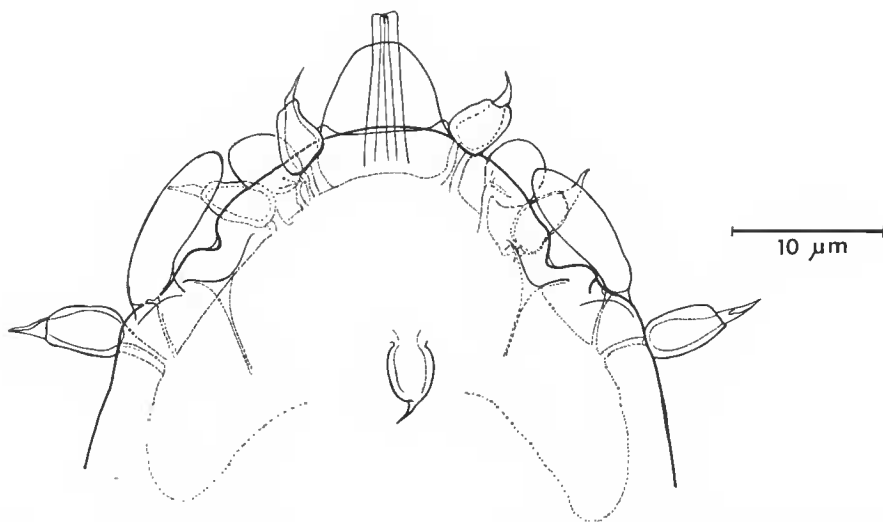


FIG. 7. — Disposition et innervation des appendices céphaliques chez *Clavartus falcatus*.

Anatomie interne : Masse cervicale semi-circulaire avec lobes latéraux s'étendant largement au-dessous des cirres A. Innervation des appendices céphaliques bien visible (fig. 7). Glandes salivaires dorsales s'étendant le long des deux tiers du tube buccal. Estomac sans diverticules marqués, anus à plusieurs replis, entouré d'un champ cuticulaire cordiforme. Ovaire à ovocytes de 21 , 28 et $38\text{ }\mu\text{m}$; gonopore ventral en rosette à $15\text{ }\mu\text{m}$ au-dessus de l'anus, pores latéraux présents, conduits coudés, très fins, s'élargissant brutalement pour former des vésicules en forme d'U.

DESCRIPTION DU PARATYPE MÂLE

Corps de $212\text{ }\mu\text{m}$ de long sur 60 de large. Spécimen de taille semblable à celle de la femelle : appendices céphaliques et pédieux sans différence de taille analysable.

Testicule dorsal de $60\text{ }\mu\text{m}$ de long. Gonopore localisé à $5\text{ }\mu\text{m}$ au-dessus de l'anus ; pore à deux lobes à l'extrémité d'un tube saillant. Anus à trois replis principaux, entouré d'un long champ cuticulaire plissé, subsphérique (fig. 6, F).

DISCUSSION

L'allure générale de *Clavarctus* est en tous points celle d'*Euclavarctus* ; cependant, des caractères morphologiques primordiaux portant sur les cirres et sur les griffes l'en écartent au niveau générique. En effet, l'absence de cirrophores à tous les cirres, qui sont présents chez *Pro* et *Euclavarctus*, ne permet pas de classer cette espèce parmi ces genres. Un important caractère, la présence sur les griffes d'une épine accessoire de grande taille et douée d'une souplesse suffisante pour s'écarter ou se rabattre sur l'article principal, est tout à fait original et ne peut être rapproché d'aucun autre type de griffe chez les Arthrotardigrades. L'aspect de griffe simple, une fois rétractée dans les gaines, devenant tout à fait semblable à une griffe ordinaire d'*Euclavartinae*, permet d'affirmer que les genres contenus dans cette famille sont très voisins. Ils appartiennent tous à la même lignée évolutive illustrée par des variantes, portant soit sur la morphologie des griffes avec épine accessoire mobile, soit sur celle des cirres avec la réduction des éléments constitutifs des cirres ou, au contraire, leur elongation ou complexité ainsi qu'on le constate dans le genre suivant.

EXOCLAVARCTUS n. gen.

DIAGNOSE : *Euclavartinae* avec cirres céphaliques présentant un net dimorphisme : cirre médian et cirres A munis d'un long flagellum, cirres médians pairs avec flagellum très court. Cirrophore et base du scapus confondus en un bulbe renflé. Extrémité du scapus en pointe donnant une allure bifide aux articles. Clavas postérieures rabattues vers l'avant. Griffes simples.

ESPÈCE-TYPE : *Exoclavarctus dineti* n. sp. ; diagnose confondue avec celle du genre.

La structure bifide très nette des cirres, due à l'allongement du scapus en une pointe bien individualisée et distincte de l'insertion du flagellum, fait de ce genre le premier exemple d'une ébauche de bipartition et de pré-articulation des cirres céphaliques chez les Tardigrades.

Exoclavarctus dineti n. sp.

(Fig. 8, A-F ; fig. 9)

HOLOTYPE : Une femelle adulte déposée au MNHN, Paris, sous le n° AP 332. Coll. A. DINET, campagne Biogas II.

LOCALITÉ : St. KR 13 : $47^{\circ}38'3\text{ N}$ — $8^{\circ}06'3\text{ W}$, 1 369 m de profondeur.

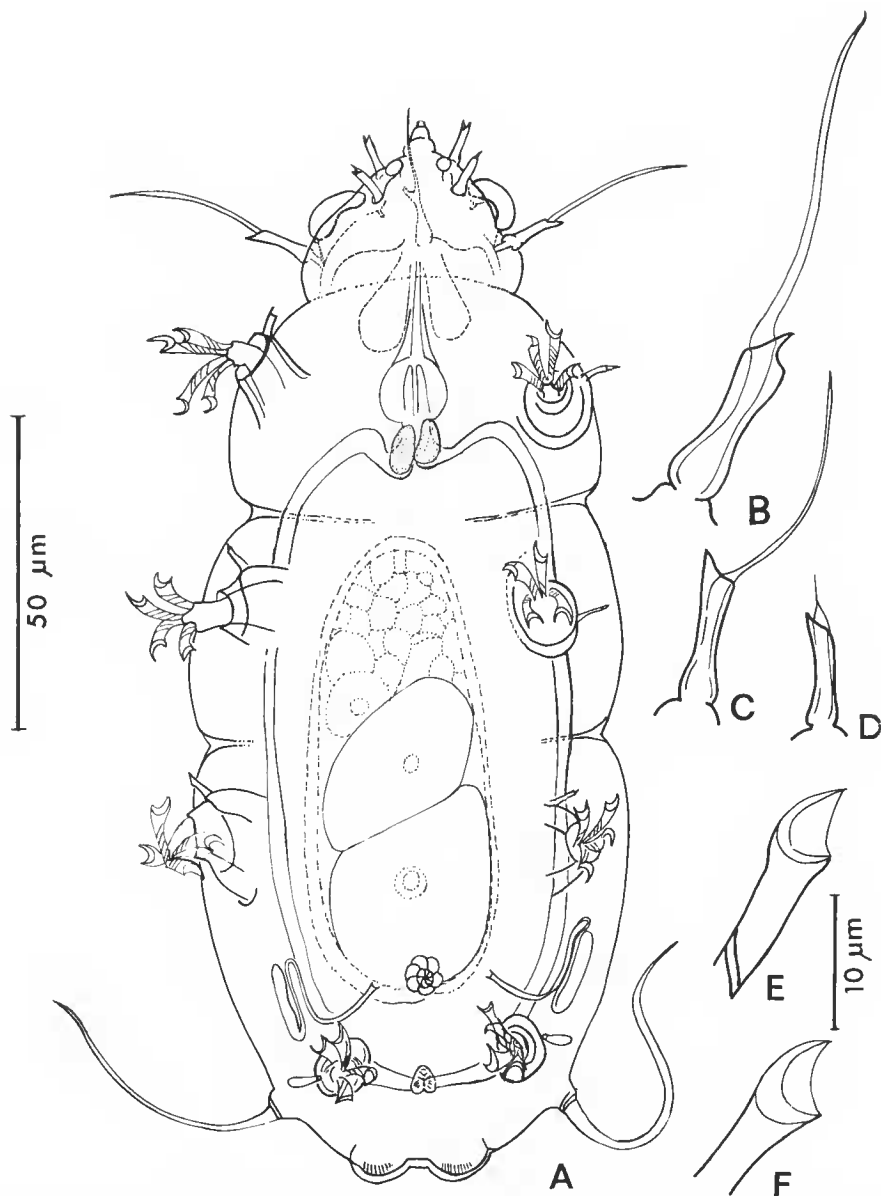


FIG. 8. — *Exoclavartus dineti* n. g., n. sp. A, vue ventrale de l'holotype ; B, cirre A ; C, cirre médian impair ; D, cirre médian pair ; E, doigt et griffe interne de P₄ ; F, griffe externe de P₄.

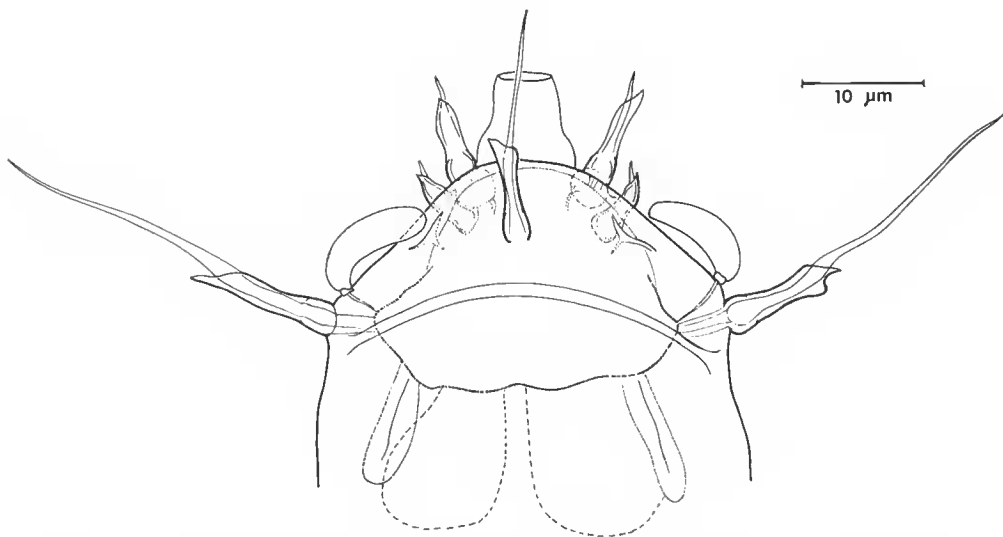


FIG. 9. — Disposition et innervation des appendices céphaliques chez *Exoclavartus dineti*.

DESCRIPTION DE L'HOLOTYPE

Corps ovoïde de 160 μm de long et de 62 de large. Cuticule légèrement ponctuée dorsalement et ventralement. Nettes constrictions entre les pattes P₁-P₂ et P₂-P₃. Tête conique plus étroite que le corps par net rétrécissement de 32 μm de large à sa base. Appendices céphaliques disposés comme chez les *Euclavartus convergens* : cirres médians internes dorsaux et cirres médians externes ventraux ; cirre médian situé en avant des cirres A et clavas. Clavas postérieures et cirres A implantés latéralement à 1 μm de distance, sans socle commun. Cirre médian et cirres A composés d'un cirrophore court et renflé confondu avec la base du seapus, celui-ci élargi distalement avec pointe médiane, et d'un flagellum long. Mesures : cirre médian (30 μm : cirrophore et seapus prolongé = 13 μm, flagellum = 20 μm), cirres A (38 μm : 15 et 27) ; cirres médians à flagellum court : cirres médians dorsaux (12 μm : 8 et 5), cirres médians ventraux (11 μm : 7 et 5). Bien entendu, dans la mesure totale du cirre la pointe accessoire du seapus n'est pas comprise. Clavas postérieures en forme de banane dirigées vers l'avant, de taille (12 μm) nettement inférieure à celle du cirre A, implantées en avant de celui-ci, sur organite réfringent ; innervation rejoignant celle du cirre A, visible sur le bord cervical. Clavas antérieures secondaires sphériques (dm : 3 μm), implantées sur léger mamelon entre les cirres médians dorsaux et ventraux. Légère fossette dorsale, euticulaire, à égale distance entre cirres médians internes et cirres A (fig. 8, B, C, D ; fig. 9). Cône buccal en situation apicale ; stylets de 36 μm de longueur, tube buccal étroit aboutissant au bulbe de 11 μm de diamètre muni de trois fins plaçoïdes (8 μm). Pattes télescopiques semblables à celles d'*Euclavartus* : tibia rectiligne, tarse peu marqué, doigts tors à leurs bases (5 replis), avec griffes simples (fig. 8, E, F). Doigts externes

légèrement plus courts que les doigts internes. Griffes simples, rétractables dans des gaines fines. Soies coxales présentes sur P_1 , P_2 et P_3 ; situées dorsalement, elles sont de structure semblable à celle des cirres médians pairs, donc avec une courte pointe flagellaire visible ; elles mesurent 7-8 μm . Sur P_4 , papille allongée (7 μm , à faible pointe) implantée sur organe réfringent. Latéralement, au niveau de l'insertion des P_4 , présence des cirres E de 43 μm de longueur, insérés sur large cirrophore. Deux épaisissements caudaux bien distincts, en forme de lunule euticulaire, s'étendent postérieurement à l'insertion des P_4 , en position dorsale.

Anatomie interne : Paire de glandes salivaires piriformes, dorsales, en avant du bulbe ; en arrière de celui-ci une paire de glandes plus petites au départ de l'estomac ; celui-ci large et sans diverticule aboutit à un anus à replis entouré d'une plaque grossièrement triangulaire. Ovaire dorsal, avec plusieurs ovocytes, dont deux de 20 et 28 μm de diamètre. Gonopore en rosette, à 16 μm au-dessus de l'anus. Pores latéraux, conduits annexes et réceptacles, présents de part et d'autre du gonopore ; boucles des conduits peu étendues latéralement.

Mâle inconnu.

DISCUSSION

La très grande originalité du genre *Exoclavartus* se situe au niveau de la structure des cirres céphaliques qui présentent un développement du scapus et du flagellum tout à fait nouveau. Ici le scapus d'aspect dissymétrique développe une pointe distale libre, déportée sur le côté ; le flagellum ne se trouve plus dans le prolongement de l'axe du scapus, donnant de ce fait l'impression d'articulation. Cette disposition paraît nouvelle et serait tout à fait incompréhensible sans la connaissance des cirres des genres *Pro-* et *Euclavartus* dont elle est dérivée. En effet, chez *Proclavartus* on trouve déjà un flagellum légèrement coudé, donc dissymétrique, sur scapus symétrique le long d'un axe. Chez *Euclavartus* la tendance à la dissymétrie s'accroît avec un flagellum dissymétrique sur un scapus également dissymétrique et flasque. La modification des structures des cirres, ébauchée chez *Proclavartus*, constitue donc une série passant par *Euclavartus* et aboutissant à *Exoclavartus*. Le degré d'évolution de la structure des cirres nous paraît s'insérer pour l'instant dans une série de rang générique. Elle annonce peut-être d'autres stades de bipartition et de pré-articulation, traits morphologiques et fonctionnels qui renforceraient le caractère pro-arthropodien des Arthrotardigrada.

DISCUSSION ET CONCLUSION

La sous-famille des Euelavaretinac présente une succession de genres parmi lesquels on peut reconnaître les modifications progressives de la structure des appendices céphaliques. Cette série apparaît d'autant plus originale que d'autres caractères restent particulièrement stables : forme du corps et de la tête, position de la bouche, localisation et nombre des appendices céphaliques. Les griffes sont toutes semblables à l'exception d'une

très notable dérivation, chez *Clavartus*, due à l'acquisition d'une épine mobile. Grâce à des découvertes récentes (McKIRDY *et al.*, 1976 ; RENAUD-MORNANT, 1979), on peut trouver parmi les Arthrotardigrada une série similaire, alors que jusqu'ici ce sous-ordre était resté primordialement constitué de genres nettement disparates. Cette série comprend les cinq genres de la famille des Stygarctidae. Dans cette famille, les modifications les plus sensibles de la morphologie portent sur les plaques formant le corps et aussi sur la constitution des appendices céphaliques allant de pair avec de très larges modifications de la forme de la tête. Les griffes simples possèdent des épines supplémentaires localisées comme chez les Euclavarctinae, mais de morphologie plus diversifiée. Chez les Stygarctidae, cependant, le nombre des griffes est erratique. Un rapprochement intéressant peut se faire entre les deux familles au plan des différences morphologiques que l'on observe au niveau des clavas. En effet, ces organes sensoriels sont composés de deux paires, dont la paire antérieure est souvent considérablement altérée ou à l'état de vestige, chez de nombreux Heterotardigrada. Dans les séries que nous étudions ici, les deux lots de clavas sont présents. Des modifications progressives intéressent les clavas postérieures chez les Euclavarctinae, dans leur implantation et leur forme, et les clavas antérieures chez les Stygarctidae, qui passent d'une morphologie très classique en palette à une réduction en forme de ventouse. Les autres paires respectives varient peu à l'intérieur des deux groupes-familles.

L'existence de ces lignées montre comment des modifications progressives ont pu affecter les organes sensoriels des Tardigrades marins. Leur connaissance permet de mieux comprendre comment se sont constitués les appendices céphaliques de forme aberrante rencontrés chez les *Coronarctus* animaux abyssaux (RENAUD-MORNANT, 1975), ou chez les *Tetrakentron* ectoparasites intertidaux (KRISTENSEN, 1980).

On peut ainsi entrevoir par quelles étapes progressives les clavas secondaires ont pu régresser à l'état de papilles chez *Halechiniscus* ou de vestiges chez *Batillipes*, tous deux genres littoraux (KRISTENSEN, 1981) ; on peut envisager des étapes semblables menant à la régression ou à la perte du cirre médian impair, chez *Anisonyches* et *Archechiniscus*, respectivement.

Les séries évolutives prenant en compte la morphologie et l'implantation des appendices céphaliques en rapport avec la forme de la tête, la position de la bouche et la constitution du cerveau, semblent, à l'heure actuelle, devoir éclairer considérablement l'étude de la phylogénie des Heterotardigrada.

Remerciements

Je remercie les Drs. A. DINET et B. THOMASSIN de la Station Marine d'Endoume, d'avoir bien voulu me confier leur matériel ; ainsi que l'équipe du CENTOB-Brest pour le tri des récoltes de la campagne Benthedi.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- KRISTENSEN, R. M., 1980. — Zur Biologie des marinen Heterotardigraden *Tetrakentron synaptae*. *Helgoländer wiss. Meeresunters.*, **34** : 165-177.
— 1981. — Sense Organs of two Arthrotardigrades (Heterotardigrada, Tardigrada). *Acta zool.*, **62** (1) : 27-41.

- McKIRDY, D. J., 1975. — *Batillipes* (Heterotardigrada) comparison of six species from Florida (USA) and a discussion of taxonomic characters within the genus. *Memorie Ist. ital. Idro-biol.*, **32** suppl. : 177-223.
- McKIRDY, D., P. SCHMIDT & M. McGINTY-BAYLY, 1976. — Interstitielle Fauna von Galapagos. XVI. Tardigrada. *Mikrofauna Meeresbodens*, **58** : 409-449.
- RENAUD-MORNANT, J., 1975. — Deep-sea Tardigrada from the « Meteor » Indian Ocean Expedition. « Meteor » *Forsch.-Ergebnisse*, sér. D, **21** : 54-61.
- 1979. — Tardigrades marins de Madagascar II. Stygaretidae et Oreellidae. III. Considérations écologiques générales. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 4^e sér., **1**, A, (2) : 339-351.
- 1980. — Description de trois espèces nouvelles du genre *Tanarctus* Renaud-Debyser, 1959, et création de la sous-famille des Tanarctinae, subfam. nov. (Tardigrada, Heterotardigrada). *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 4^e sér., **2**, A, (1) : 129-141.
- 1981. — Tardigrades marins (Arthrotardigrada) du Pacifique Sud. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 4^e sér., **3**, A, (3) : 799-813.
- 1982a. — Species diversity in marine tardigrada. *Proc. third Int. Symp. Tardigrada*, 1980, Tenn. USA, East Tenn. Univ. Press : 149-178.
- 1982b. — Sous-famille et genre nouveaux de Tardigrades marins (Arthrotardigrada). *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 4^e sér., **4**, A, (1-2) : 89-94.
- SCHULZ, E., 1955. — Studien an marinen Tardigraden. *Kieler Meeresforsch.*, **11** : 74-79.
- THULIN, G., 1928. — Über die Phylogenie und das system der Tardigraden. *Hereditas*, genetiskt Arkiv., Lund., **11** : 207-266.
- 1942. — Ein neuer mariner Tardigrad. *Meddel. Göteborg Mus. Zool.*, **99** : 1-10.